LE CYCLE DE DÉVELOPPEMENT DE L'*ACROCHAETIUM ASPARAGOPSIS* (RHODOPHYCÉES, ACROCHAETIALES)

M.H.M. ABDEL RAHMAN* et F. MAGNE*

RÉSUMÉ. — La culture en conditions contrôlées de l'*Acrochaetium asparagopsis* (Chemin) Papenfuss a permis de vérifier les acquisitions d'un précédent travail (MAGNE, 1977). En outre, pour la première fois les tétraspores ont été obtenues, permettant de boucler le cycle. D'expériences préliminaires concernant la sensibilité aux conditions de photopériode on conclut que les gamétophytes se comportent en plantes de jours longs et les tétrasporophytes en plantes de jours courts.

ABSTRACT. — The culture of *Acrochaetium asparagopsis* (Chemin) Papenfuss under controlled conditions allowed to verify the previous published work of MAGNE (1977). Moreover, tetraspores had been obtained, for the first time and so the life history had been completed. Long-day and short-day photoperiodic behaviors were concluded for gametophytes and tetrasporophytes respectively, from preliminary experiments.

INTRODUCTION

Acrochaetium asparagopsis[1] (Chemin) Papenfuss est une espèce endophyte vivant sur la paroi squelettique du *Bonnemaisonia hamifera* Hariot, qui l'héberge presque toujours (FELDMANN, 1954).

1. Le nom spécifique *asparagopsis*, qui figure sur la publication originale (CHEMIN, 1926), résulte d'une faute de typographie; le nom proposé était en fait *asparagopsidis*, ce qui est plus compréhensible. CHEMIN a tenté de rectifier cette erreur en substituant *asparagopsidis* à *asparagopsis*, à la plume, sur les tirés à part qu'il a distribués, et les auteurs français (HAMEL, 1930, p. 91; FELDMAN, 1954; MAGNE, 1977) l'ont suivi. Le respect du Code de Nomenclature a conduit à reprendre ici le nom spécifique original, seul valide.

* Laboratoire de Biologie Végétale Marine, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 7 quai Saint-Bernard, 75230 Paris Cedex 05.

Cryptogamie : Algologie, 1981, II, 3 : 163-170.

Source : MNHN, Paris

La mise en culture de cette espèce à partir de matériel provenant de Roscoff a permis à l'un de nous (MAGNE, 1977) de montrer que celle-ci présente des gamétophytes monoïques jusque lá inconnus dans la nature où la seule forme de reproduction observée s'effectue par le moyen de monospores. La fécondation des carpogones a conduit á la formation de carposporophytes dont les carpospores, en germant, ont donné naissance à des individus demeurés stériles et différant morphologiquement des gamétophytes, ce qui a conduit à considérer qu'ils représentaient la génération tétrasporophytique. Toutefois, ces résultats n'ont pu être obtenus qu'en lumiére naturelle, les cultures en lumiére artificielle, même sous des photopériodes variées, étant demeurées stériles (MAGNE, 1977). La reprise de ces cultures, dans des conditions plus étroitement contrôlées, a conduit ici á trois résultats principaux. Tout d'abord, les gamétophytes ont pu être amenés à fertilité en lumiére artificielle, dans des conditions définies. Ensuite, la formation de tétrasporocystes et de tétraspores a pu être induite chez les individus issus de carpospores, ce qui confirme leur nature tétrasporophytique. Enfin, l'intervention d'une réponse photopériodique au cours de la formation des tétrasporocystes a été mise en évidence.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les cultures ayant conduit aux résultats publiés en 1977 (l. c.) avaient porté sur les souches 192, 193 et 194 conservées au Laboratoire de Biologie Végétale Marine. Par la suite, une autre souche (n° 353) a été préparée á partir de matériel récolté en avril 1978 au Trez-Hir (Finistère). Son étude préliminaire en culture a montré qu'il s'agissait encore une fois d'un gamétophyte. Les carpospores qui s'y sont formées aprés fécondation se sont lá encore développées en individus morphologiquement différents des gamétophytes et considérés comme des tétrasporophytes; ils ont servi á l'établissement d'une souche distincte (n° 377).

C'est à partir de ces deux souches - 353 et 377 - qu'ont été obtenus les présents résultats. Ces deux souches sont entretenues aisément, soit par bouturage, soit par le moyen de monospores (= spores neutres) qu'elles peuvent produire l'une et l'autre en abondance et, dans certaines circonstances, avec un synchronisme presque parfait. On peut donc obtenir par ce dernier moyen des clones, aussi étendus qu'on le désire, d'individus identiques les uns aux autres, et qui constituent un excellent matériel expérimental.

Le milieu de culture est le milieu ES de PROVASOLI (1968) préparé à partir d'eau de mer tyndallisée; il est renouvelé tous les dix jours. Les récipients de culture sont des piluliers de verre de 15 ml à cape plastique. Ils sont maintenus en enceintes á conditions contrôlées aux températures de (± 0,5°C) 10°C, 12°C, 14°C, 16°C, 18°C, 20°C et sous les conditions photopériodiques suivantes :

- 8 - $\overline{16}$ ou jours courts (JC)
- 12 - $\overline{12}$ ou jours moyens (JM)
- 16 - $\overline{8}$ ou jours longs (JL)

Source : MNHN, Paris

La lumière est fournie, suivant les cas, soit par des tubes fluorescents (Mazda TF 16-BBL, type «blanc brillant de luxe»), soit par des lampes à halogène (Osram, type HOI). L'irradiance (= le flux énergétique appliqué aux cultures), calculée à partir des indications fournies par un radiomètre U.D.T. 40 X, est comprise entre 0,44 et 6,49 nEin cm^{-2} sec^{-1}.

Le dépouillement a lieu quatre semaines après le début des expériences. Les résultats sont appréciés par examen des sujets *in vivo* sous le microscope.

Les expériences préliminaires, dans le but de rechercher la possibilité d'une sensibilité à la photopériode chez les gamétophytes et les tétrasporophytes de cette espèce, ont été conduites à la Station Biologique d'Helgoland (R.F.A.) par l'un de nous (A.R.) en janvier-février 1981, en profitant des installations mises au point par le Prof. K. LÜNING. Parmi les conditions contrôlées qui y sont disponibles, les suivantes ont été utilisées :

- températures de (± 1°C) 5°C, 10°C, 15°C et 22°C;
- irradiance de 1,54 à 1,82 nEin cm^{-2} sec^{-1} ;
- photopériodes JL, JC et B (c'est-à-dire : nuits longues interrompues par une lumière blanche durant une heure, selon le rythme 8-7 1/2-1-7 1/2).

RÉSULTATS

I. - Développement des gamétophytes en culture

Des séries cloniques d'individus de la souche 353 ont obtenues à partir de monospores et mises en culture dans toutes les conditions disponibles (cf. matériel et méthodes).

La formation d'organes sexués (fig. 1, 2 et 3), la morphologie particulière du thalle qui les accompagne, la fécondation et le développement du carposporophyte ont été observés en conformité avec la description précédemment publiée (MAGNE, 1977) mais seulement entre 10° et 18°C et dans les conditions JL et JM uniquement, sous une irrandiance de 0,44 à 3,6 nEin cm^{-2} sec^{-1}. Une irradiance plus forte aboutit bien, elle aussi, à une initiation des organes sexués, mais alors ceux-ci sont anormaux et dégénèrent rapidement.

Des rameaux portant des carposporophytes mûrs ont été isolés et mis en culture dans toutes les conditions; toujours les carpospores sont parvenues à maturité et ont été libérées.

II. - Développement des tétrasporophytes en culture

La germination des carpospores a été observée dans les conditions de photopériode JC, JM et JL, pour des températures comprises entre 10 et 20°C, sous des irradiances allant de 0,44 à 6,49 nEin cm^{-2} sec^{-1}. Chaque carpospore, lors de sa germination, bourgeonne une cellule allongée dans laquelle elle vide son contenu et qui se divise ensuite pour donner un filament long non ramifié (fig. 4). Celui-ci se ramifie plus tard pour donner des thalles hétérotriches. La partie basale de ceux-ci est peu développée et formée de filaments rampants assez peu ramifiés; la spore d'origine, réduite à sa paroi vide, y est encore recon-

Source : MNHN, Paris

naissable au stade adulte. La partie dressée est un ensemble de filaments comparativement très longs, peu ramifiés sauf à leurs extrémités où les articles portent de nombreux ramules latéraux en position alternée. Les cellules des filaments ont de 10 à 12μm de diamètre sur 30 à 40 μm de long; elles renferment un plaste unique en plaque pariétale occupant le plus souvent presque toute la surface cellulaire et toujours pourvu d'un pyrénoïde saillant.

Les individus peuvent porter des monosporocystes dans toutes les conditions utilisées de température, irradiance et photopériode. Ces organes se forment à l'extrémité d'une cellule courte (parfois deux) portée par un article quelconque des rameaux latéraux des filaments dressés.

Les tétrasporocystes (10 à 12μm x 18 à 20μm), à division cruciée, isolés ou groupés par deux (parfois trois) et portés par des ramules unicellulaires, sont disposés sur les rameaux latéraux et rarement observés sur les filaments dressés principaux (fig. 7 et 8). Ils se sont formés sous toutes les valeurs d'irradiances utilisées, à des températures de 10°C à 16°C et en photopériode JC.

La germination des tétraspores a été observée dans toutes les conditions (JL, JC et JM - 10°C à 20°C - 0,44 à 6,49 nEin cm^{-2} sec^{-1}); elle est du type unipolaire, et, à ce moment, sauf exception, la spore se vide de son contenu dans la première cellule formée. Les individus qui en naissent produisent des gamètes en JL et JM (de 10°C à 18°C et de 0,44 à 3,6 nEin cm^{-2} sec^{-1}) et sont donc des gamétophytes.

Des individus de gamétophytes et de tétrasporophytes, issus de monospores, ont été soumis aux conditions déjà précisées (cf. matériel et méthodes) durant 21 jours.

Les résultats obtenus ne peuvent être présentés quantitativement par un chiffrage précis car, pour des raisons accessoires, le nombre d'individus a été trop faible, et l'expérience devra être reprise. Malgré cela, il est possible, dès maintenant, d'affirmer les résultats suivants :

- Chez les gamétophytes, la production d'organes sexués n'a été observée que dans les conditions définies par des températures de 5°C, 10°C et 15°C et par les photopériodes JL et B;
- Chez les tétrasporophytes, la production de tétraspores n'a été observée, toujours à des températures de 5°C, 10°C et 15°C, qu'en photopériodes JC et B, le succès ayant été de l'ordre de 100 % dans le premier cas et de 50 % dans le second.

Aussitôt après, a été entreprise une expérience complémentaire destinée à déterminer, chez les tétrasporophytes qui sont sensibles à la photopériode JC, la longueur de jour critique (LJC). Pour cela, des lots de tétrasporophytes ont été, à la température de 10°C, soumis durant 15 cycles aux régimes photopériodiques suivants :

$8/\overline{16}$; $9/\overline{15}$; $10/\overline{14}$; $11/\overline{13}$; $12/\overline{12}$; $13/\overline{11}$; $14/\overline{10}$; $15/\overline{9}$ et $16/\overline{8}$.

Les résultats ont montré que la LJC était de 10 à 11 heures de lumière et que la durée de 12 heures de lumière était inhibitrice à 100 % de la formation des tétraspores.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION

I. - Morphologie

Les résultats obtenus ici permettent de confirmer la description déjà donnée (MAGNE, 1977) du gamétophyte : thalle hétérotriche à strate basale très développée formée de filaments longs peu ramifiés mais porteurs de très nombreux ramules très courts de 1-3(4) cellules sur lesquels sont situés les organes sexués (fig. 1 et 2). Il en est de même de la description du tétrasporophyte; chez celui-ci, au contraire du gamétophyte, la strate basale est très peu développée alors que la partie dressée est composée de filaments peu ramifiés mais très longs (fig. 6 et 7), pouvant atteindre 1 cm. Dans des conditions de cultures rigoureusement identiques, le tétrasporophyte atteint une taille au moins triple de celle du gamétopbyte.

Cette hétéromorphie des générations n'est pas une exception parmi les Acrochaetiales. Elle a déjà été observée chez *Rhodochorton floridulum* (KNAGGS et CONWAY, 1964; STEGENGA, 1978), *Rhodochorton purpureum* (WEST, 1969; STEGENGA, 1978; nous-mêmes, non publié), *Kylinia rosulata* (BOILLOT et MAGNE, 1973), *Acrochaetium virgulatum* BORSJÉ, 1973), *A. pectinatum* (WEST, 1968), *A. densum* (STEGENGA et VROMAN, 1976), *A. polyblastum* (STEGENGA et BORSJÉ, 1977), *Chromastrum kylinioides* (STEGENGA et Van WISSEN, 1979).

Un détail, qui n'avait pas été relevé dans la publication de 1977, mérite d'être souligné ici. Il s'agit de la forme et de la taille des cellules, qui sont différentes dans les deux générations. Alors que les cellules du gamétophyte sont le plus souvent relativement courtes (6 à 8(10)μm x 12 à 25(35)μm) et même parfois isodiamétriques (MAGNE, l. c.), elles sont, cbez le tétrasporophyte, sensiblement plus grandes (10 à 12μm x 30 à 40μm) et assez régulièrement cylindriques.

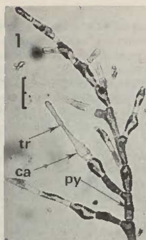
Un troisième point, enfin, doit être dégagé, concernant le mode de germination des spores. Toutes germent selon le mode unipolaire, et leur contenu, dans la presque totalité des cas, se vide entièrement dans la première cellule formée.

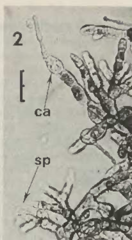
Ensuite, le comportement devient différent. Chez les spores diploïdes (ou supposées telles), c'est-à-dire les carpospores et les monospores de tétrasporophytes, le filament formé poursuit sa croissance et ne se ramifie que très tard ensuite (fig. 4). Chez les spores haploïdes (tétraspores et monospores de gamétophytes), au contraire, chacune des cellules du filament, y compris la première formée, devient l'origine d'une ramification (fig. 5).

II. - Cycle de développement

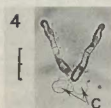
Le présent travail, en bouclant complétement le cycle de développement de l'espèce avec retour au point d'origine, montre que le cycle est trigénétique et hétéromorphe; il est de plus, très certainement, haplo-diplophasique. Ce résultat vient confirmer sur ce point la conclusion de MAGNE (l. c.), ainsi que sa supposition (l. c., p. 72, en note) sur la probabilité de vie endophyte,

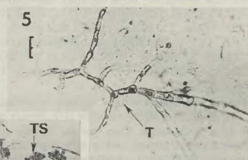
Source : MNHN, Paris

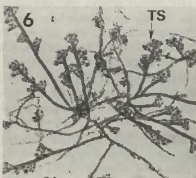


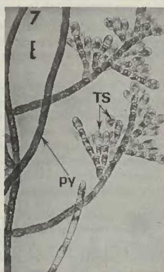














Source : MNHN, Paris

dans le *Bonnemaisonia hamifera*, du tétrasporophyte aussi bien que du gamétophyte.

On se souvient que ce résultat n'avait pu être obtenu en lumière artificielle au cours du travail ayant conduit à la précédente publication (MAGNE, 1977); durant les présentes recherches, il ne s'est pas révélé de difficultés particulières à ce niveau et la cause de l'échec précédent nous demeure actuellement complètement inconnue.

III. - *Sensibilité à la photopériode*

Des résultats obtenus au cours des expériences préliminaires effectuées dans cette direction et rapportées plus haut, on peut, en dépit de leur imperfection, tirer déjà des conclusions importantes, à savoir que :

1. Les gamétophytes se comportent comme des plantes de jours longs;
2. Les tétrasporophytes, comme des plantes de jours courts, chez lesquelles on peut déterminer la durée de jour critique d'une part, et qui d'autre part manifestent une sensibilité à la rupture de la période sombre du cycle nycthéméral par un éclairement bref.

Ces phénomènes n'ont encore été signalés qu'assez rarement chez les algues, et chez les Rhodophycées en particulier. L'espèce étudiée ici, semblant particulièrement réactive à leur égard, et présentant d'autre part des caractères (multiplication aisée, croissance rapide, faible encombrement...) très favorables à une étude expérimentale, des investigations plus précises sur son comportement vis-à-vis de la photopériode ont été entreprises et sont actuellement en cours. Les résultats feront l'objet d'une prochaine publication.

Les auteurs remercient particulièment le Professeur K. LÜNING qui a accueilli l'un d'eux (A.R.) au début de l'année 1981 à son laboratoire de la Station Biologique d'Helgoland et a bien voulu l'aider de ses conseils.

PLANCHE I

Acrochaetium asparagopsis, matériel obtenu en culture (Sur toutes ces figures, on lira : ca, carpogone; tr : trichogyne; sp : spermatocyste; py : pyrénoïde; C : carpospore; T : tétraspores; TS : tétrasporocyste. Chaque barre représente 20 μm, le plus souvent décomposés en 2 x 10 μm).

Fig. 1 : extrémité de filament long de gamétophyte, à nombreux ramules dont l'un porte un carpogone. — Fig. 2 : *id.*, avec spermatocystes et carpogone sur le trichogyne duquel est fixée une spermatie. — Fig. 3 : carpogone, grossi, en cours de fécondation. — Fig. 4 : deux germinations de carpospores; elles croissent de façon linéaire et ne fourniront que très tard des ramifications peu nombreuses. — Fig. 5 : une germination de tétraspore; toutes les cellules déjà âgées sont l'origine d'une ramification. — Fig. 6 : trois individus adultes (intriqués) de tétrasporophyte; noter les rameaux dressés peu ramifiés. — Fig. 7 : rameaux dressés de tétrasporophyte plus âgés, pourvus de ramules portant des bouquets de tétrasporocystes. — Fig. 8 : Tétrasporocystes; le contenu de l'un d'eux est divisé et présente quatre tétraspores formées selon le mode crucié.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

BOILLOT, A. & MAGNE, F., 1973 — Le cycle biologique de *Kylinia rosulata* Rosenvinge (Rhodophycées, Acrochaetiales). *Bull. Soc. phycol. de France* 18 : 47-53.

BORSJE, W.J., 1973 — The life history of *Acrochaetium virgatulum* (Harv.) J. Ag. in culture. *Br. phycol. J.* 8 : 205.

CHEMIN, E., 1926 — Une nouvelle espèce de *Colaconema* sur *Asparagopsis hamifera* Okam. *C. R. Acad. Sc. Paris* 183 : 900-902.

FELDMANN, J., 1954 — Inventaire de la flore marine de Roscoff. *Travaux de la S.B.R., Supp.* 6 : 1-152.

KNAGGS, F.W. & CONWAY, E., 1964 — The life history of *Rhodochorton floridulum* (Dillwyn) Näg. I. Spore germination and the form of the sporelings. *Br. phycol. Bull.* 2 : 339 341.

MAGNE, F., 1977 — La reproduction sexuée chez l'*Acrochaetium asparagopsidis* (Chemin) Pepenfuss, Rhodophycée. *Rev. alg., N. S.* 12 (1-2) : 61-72.

PROVASOLI, L., 1968 — Media and prospects for the cultivation of marine algae. In : WATANABE, A. & HATTORI, A., eds. : Cultures and collection of algae. Proc. U.S. Japan Conf. Hakone, Sept. 1966. *Jap. Soc. Plant physiol.* : 63-75.

STEGENGA, H., 1978 — The life histories of *Rhodochorton purpureum* and *Rhodochorton floridulum* (Rhodophyta, Nemaliales) in culture. *Br. phycol. J.* 13 : 279-289.

STEGENGA, H. & BORSJE, W.J., 1977 — The morphology and life history of *Acrochaetium polyblastum* (Rosenv.) Borg. and *Acrochaetium hallandicum* (Kylin) Hamel (Rhodophyta, Nemaliales). *Acta Bot. Neerl.* 26 (6) : 451-470.

STEGENGA, H. & VROMAN, M., 1976 — The morphology and life history of *Acrochaetium densum* (Drew) Papenfuss (Rhodophyta, Nemaliales). *Acta Bot. Neerl.* 25 (4) : 257-280.

STEGENGA, H. & Van WISSEN, M.J., 1979 — Remarks on the life histories of three Acrochaetioid algae (Rhodophyta, Nemaliales). *Acta Bot. Neerl.* 28 (2-3) : 97-115.

WEST, J., 1968 — Morphology and reproduction of the red alga *Acrochaetium pectinatum* in culture. *J. Phycol.* 4 : 88-89.

WEST, J., 1969 — The life history of *Rhodochorton purpureum* and *R. tenue* in culture. *J. Phycol.* 5 : 12-20.

Source MNHN, Paris